植 物 分 类 学 报　35(6):521～526(1997)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国茨藻科植物种皮微形态特征及其系统学意义*

孙坤　王青锋　陈家宽
(武汉大学生命科学学院植物学系,武汉 430072)

MICROMORPHOLOGICAL CHARACTERS OF SEED COATS OF CHINESE NAJADACEAE AND THEIR SYSTEMATIC SIGNIFICANCE

Sun Kun　Wang Qing-feng　Chen Jia-kuan
(*Department of Botany, School of Life Sciences, Wuhan University*, Wuhan 430072)

Abstract The Najadaceae is one of families of the subclass Alismatidae. Although the systematic value of characters of seed coats has been appreciated in this family, further micromorphological study of seed coats is still essential to Chinese species. The present authors examined the micromorphological characters of seed coats of the Najadaceae from China using scanning electron microscope. The details about micromorphological characters of seed coats of six species are given here. The results show that the external tangential walls of exotesta are covered with filamentous stripes or dense verrucae. The latter only exist in *Najas ancistrocarpa* and *N. graminea*. The cell of endotegmen is usually narrowly oblong, and endotegmen tuberculae on the internal tangential walls are found in all the six species studied, which is identical with the report of Shaffer-Fehre (1991a) for other species in this family. These characters are useful for taxonomic research at specific level. It is found for the first time that just like endotegmen tubercula, the sculpture patterns on the surface of seed coat, such as filamentous stripes and verrucae, are similar to those of the Hydrocharitaceae, indicating that they have important value for systematics of the Najadaceae. The evidence from seed coat supports the viewpoint of Miki(1937) and Shaffer-Fehre(1991b) that the Najadaceae is closly related to the Hydrocharitaceae and should not be treated under the order Potamogetonales.

Key words Najadaceae, *Najas*, Seed coat

摘要 本文应用扫描电镜对国产茨藻科植物的外种皮和内种皮微形态特征进行了研究,结果表明茨藻科植物在种子表面细胞形态、表面纹饰和内种皮内层细胞形态及小瘤状突起的大小和密度等方面存在差异,可作为种级水平分类的依据,并首次发现外种皮微形态特征也与内种皮内层小瘤状突起一样具有重要的系统学意义。根据种皮微形态特征的研究结果,我们支持 Miki(1937)和 Shaffer-Fehre(1991b)等

---

* 国家自然科学基金资助项目 39630030。
1996-10-14 收稿。

关于茨藻科与水鳖科近缘,而不应放在眼子菜目的观点。对弯果茨藻 *Najas ancistrocarpa* A.Br.ex Magnus 和草茨藻 *N. graminea* Del.外种皮的研究结果表明其外种皮细胞表面具瘤状颗粒而非网状加厚。
关键词 茨藻科;茨藻属;种皮;

近年来,种子表面微形态特征的研究已在不同等级分类群的系统学研究中发挥重要作用。由于种子表面特征受环境影响较小,种皮特征的差异在很大程度上反映了遗传的和系统发育的差异,因此种皮表面特征的研究可以为探讨系统发育关系提供可靠的证据(Barthlott,1981,1984)。

茨藻科仅茨藻属 *Najas* 1属约40种,我国产9种(孙祥钟,1992)。由于种子形态特征是该属分类的重要依据,近年来对该属植物种子表面的微形态特征已有了一些报道(游浚,1992;Lowden,1986;Haynes,1979),但上述工作仅涉及到外种皮特征。Shaffer-Fehre(1991a)对北美产茨藻属8种植物的内种皮特征的研究发现,内种皮特征具有重要的系统学意义。而对该属植物外种皮特征的系统学意义及国产茨藻属植物的内种皮特征至今未见报道。由于茨藻科植物的花部结构极度简化,该科的系统位置至今仍存在很大分歧(Dahlgren,1982;Cronquist,1981;Takhtajan,1980;Thorne,1976)。为此,我们在进行泽泻亚纲系统发育研究的过程中对国产茨藻科植物种皮微形态特征进行了深入研究,以期为探讨该科的系统发育关系提供佐证。

1 材料和方法

从腊叶标本上取成熟种子为材料,在解剖镜下仔细剥去果皮、外种皮。将种子及剥去外种皮后的种子分别贴于样品台上,经真空喷镀后在扫描电镜(Hitachi X-650)下观察、拍照。每种观察不同产地或个体的样品3~4个。凭证标本存武汉大学植物分类研究室标本馆(WH)。

实验材料及凭证标本

List of the materials examined for this study (the vouchers in WH)

Najas ancistrocarpa A.Br. ex Magnus	Hubei(湖北):Wuchang(武昌),Y.X.Jian(简永兴)0022
N. graminea Del	Hainan(海南):Lizhigou(荔枝沟),H.Q.Wang et al.(王徽勤等)26;Hubei(湖北):Wuchang(武昌),W.X.Wang(王万贤)102
N. minor All.	Hubei:(湖北):Yichang(宜昌),J.B.He(何景彪)034;Yingcheng(应城),W.X.Wang(王万贤)270;Yuanan(远安),J.B.He(何景彪)067
N. gracillima A. Br. Magnus	Hubei(湖北):Wuchang(武昌),Y.X.Jian(简永兴)0021;Lichuan(利川),J.B.He(何景彪)190
N. orientalis Triest et Uotila	Hubei(湖北):Hefeng(鹤峰),J.B.He(何景彪)169;Yjchang(宜昌),J.B.He(何景彪)033
N. marina L.	Hubei(湖北):Wuchang(武昌),Y.X.Jian(简永兴)0009

2 观察结果

国产茨藻属2亚属6种植物的种皮扫描电镜观察结果见表1。种皮特征的描述术语根据Shaffer-Fehre(1991a)和赵佐成(1988)。

2.1　外种皮特征　本文的观察结果表明，茨藻科植物的外种皮细胞为长方形、正方形、纺锤形或多边形，细胞排列整齐(大茨藻 *Najas marina* 细胞排列不规则)，长轴通常与种子纵轴平行(图版 1:1,2,4～6)，但小茨藻 *N. minor* 外种皮细胞长轴与种子纵轴垂直(图版 1:3)。外种皮细胞径向壁向外凸出而使种子表面呈小穴状，外切向壁上具有与种子长轴平行(图版 1:3,8)或垂直(图版 1:2,7)的细条状纹饰，但草茨藻 *N. graminea* 和弯果茨藻 *N. ancistrocarpa* 外种皮外切向壁上具密集的瘤状颗粒而无条状纹饰。需要指出的是，由于上述纹饰通常由细胞壁加厚形成，有的学者曾将它们分别描述为梯纹加厚和网纹加厚

表 1　茨藻科种皮扫描电镜观察结果

Table 1　Characters of seed coat in Chinese species of the Najadaceae under SEM

种名 species	外种皮 exopleura		内种皮 endopleura			
	细胞形态 cell shape	表面纹饰 sculpture	细胞形态 Cell shape	内种皮小瘤状突起 endotegmen tuberculae 形态 shape	密度 density	分布 distribution
弯果茨藻 *N. ancistrocarpa*	近长方形，长轴与种子纵轴平行 nearly oblong	瘤状颗粒，分布均匀 verrucate, evenly distributed	长方形 oblong	小瘤状，较小 tuberculate, tiny	较稀疏 scarce	沿径向壁无突起 absent along radial cell wall
草茨藻 *N. graminea*	同上 do	瘤状颗粒或无 verrucate or smooth	狭长方形 narrowly oblong	小瘤状 较大 tuberculate	密集 dense	均匀 even
小茨藻 *N. minor*	近纺锤形，长轴与种子纵轴垂直 transversely spindle-shaped	细条状，横向排列 transversely filamentous stripes	同上 do	小瘤状，较小 tuberculate, tiny	同上 do	同上 do
纤细茨藻 *N. gracillima*	近长方形，长轴与种子纵轴平行 nearly oblong	细条状，横向排列 transversely filamentous stripes	同上 do	同上 do	同上 do	同上 do
东方茨藻 *N. orientalis*	正方形 square	细条状，纵向排列 longitudinally filamentous stripes	同上 do	同上 do	同上 do	同上 do
大茨藻 *N. marina*	多边形，无规则排列 polyangular, irregularly arranged	细条状，横向排列 transversely filamentous stripes	同上 do	小瘤状 tuberculate	稀疏 scarce	沿径向壁较少 scarce along radial cell walls

(游浚，1992)，但根据我们的观察结果，本科植物种子表面也存在角质层条状突起，而草茨藻和弯果茨藻种子表面细胞壁上的纹饰则为明显的瘤状颗粒，因此，作者认为茨藻科种子表面的纹饰称为细条状和瘤状颗粒更为准确。游浚(1992)曾报道在草茨藻和小茨藻的种子表面还具有与梯纹加厚相似的纤毛状附属物，但本文对上述二种不同产地的材料的观察结果均未发现上述结构，Shaffer-Fehre(1991b)对北美产小茨藻的观察也未发现。我们仔细比较了有关文献的图片(游浚，1992)后发现上述结构与本文观察到的细条状纹饰是一致的。此外，我们对草茨藻不同产地和个体的样品的观察结果表明不同个体间在瘤状颗粒的大小及分布等方面存在变异，即使在同一种子的不同部位也有变化(图版 1:4,5)，

但在种子中部均有瘤状颗粒的分布。游浚(1992)在草茨藻的研究中没有观察到瘤状颗粒,很可能是仅观察了种子先端所致。

2.2 内种皮特征 茨藻科植物内种皮与外种皮不易分离,内种皮内层细胞为狭长方形,长远大于宽(弯果茨藻为近长方形),细胞长轴与种子纵轴平行。细胞径向壁平直,内切向壁上具有细小而密集的小瘤状突起(图版 2:10,11,13～15)。小瘤状突起的大小、高度和密度在种间存在差异。本文对国产 2 亚属 6 种植物内种皮微形态特征的观察结果与 Shaffer-Fehre(1991a)对北美产大茨藻等 8 种植物的研究结果一致。有关茨藻科植物内种皮内层小瘤状突起虽然很早就已发现(Singh, 1964;Swany & Lakshmanan, 1962),但对这一结构的描述及其位置却有不同的认识。以往的学者将其称为"细毛状雕纹"(Swany & Lakshmanan, 1962)、"柔毛"(Singh, 1964)或"小瘤状突起"(tubercula)(Shaffer-Fehre, 1991a)。赵佐成(1988)则将在水筛属中发现的同样结构称为"颗粒"。本文的观察结果表明这一结构并非柔毛,由于在形态上存在变异,因此,我们认为称为"小瘤状突起"更为准确。关于小瘤状突起的位置,过去一般认为是在内种皮外层细胞的外切向壁上(Lakshmanan, 1970;Singh, 1964),但解剖学研究表明小瘤状突起是在内种皮内层细胞的内切向壁上(Shaffer-Fehre, 1991a)。我们在观察过程中也注意到由于内种皮内层细胞与胚外的角质层紧密结合(图版 1:9),结果在剥去外种皮的过程中使内种皮内层细胞径向壁被撕开(图版 2:10～15),因此小瘤状突起是存在于内种皮内层细胞的内切向壁上。

3 讨 论

3.1 种皮微形态特征对种的划分的意义

茨藻属被分为 2 亚属的观点现在已被普遍接受,其中,茨藻亚属全世界仅一种即大茨藻。虽然种子的有关性状常常是茨藻属种级水平划分的根本依据(游浚,1992),但以往的研究者大多仅注意到了种子形态、外种皮细胞形状、大小和排列方式。游浚(1992)的研究结果已初步揭示了外种皮微形态特征同样具有分类学价值。本文对茨藻属 2 亚属 6 种植物的观察结果表明 2 亚属间仅在外种皮细胞的排列方式上有差异,其它特征无明显区别。但不同种间在种子表面纹饰的类型,纹饰的排列方向和分布,内种皮小瘤状突起的大小、密度和分布等方面存在差异,这些特征可以作为茨藻属种间分类的依据。

3.2 种皮微形态特征的系统学意义

种皮结构及内种皮微形态特征在茨藻科植物系统学研究中的重要价值最近已引起了重视,尤其是内种皮内层小瘤状突起的存在为探讨该科的系统关系提供了有力证据(Shaffer-Fehre, 1991a, b),但有关外种皮特征的系统学意义至今未被重视。Shaffer-Fehre (1991a)也指出茨藻科植物种皮微形态特征的广泛研究对进一步探讨其系统学意义将十分必要。本文对国产茨藻科植物种皮微形态特征的研究结果表明这些植物内种皮内层细胞内切向壁上均具有密集的小瘤状突起,这一结果与 Shaffer-Fehre(1991a)的报道完全一致,这说明小瘤状突起在茨藻科中是稳定的。上述特征在水鳖科中也普遍存在(Shaffer-Fehre, 1991a;赵佐成,1988),从而进一步证实了内种皮内层小瘤状突起的系统学价值。同时,本文首次发现茨藻科植物的外种皮微形态特征如细条状纹饰和瘤状颗粒等也与水鳖科植物相一致,这些特征同样反映了二科间的联系,因而也具有重要的系统学意义。

3.3 关于茨藻科的系统位置

由于花部结构的极度简化，有关茨藻科的系统位置至今仍不清楚(Cronquist, 1981; Takhtajan, 1980)。但多数学者认为该科与眼子菜目其它各科，尤其是与角果藻科近缘，因而将茨藻科放在眼子菜目(茨藻目)中(Dahlgren, 1982; Cronquist, 1981; Takhtajan, 1980)。Miki(1937)根据花部结构等特征提出的茨藻科和水鳖科近缘的观点虽然没有得到上述学者的接受，但却得到了近年来胚胎学(Ly Thi Ba & Guignard, 1979)，孢粉学(简永兴，王徽勤，1991)和分子生物学(Les *et al*. 1993)等方面的证据的支持。Shaffer-Fehre (1991b)甚至根据种皮结构等方面的明显相似性而将茨藻科合并到了水鳖科中，与水筛属等共同组成一个族。本文对茨藻科内外种皮的研究结果也说明这二科间具有密切的联系，因而支持了 Miki(1937)等提出的茨藻科与水鳖科近缘，而不应放在眼子菜目的观点。但是，由于茨藻科植物在核型胚乳形成等方面与水鳖科明显不同，加上对茨藻科植物花部结构的研究还有待深入，因此，我们认为将茨藻科合并到水鳖科中的处理是否合理还需深入研究。

致谢 武汉大学测试中心李莉副教授帮助拍摄电镜照片，张云飞同学曾给予帮助，谨表感谢。

参 考 文 献

孙祥钟，1992. 中国植物志. 第 8 卷. 北京：科学出版社，108～125

赵佐成，1988. 中国水筛属种子特征研究. 植物分类学报，26(4)：290～298

游浚，1992. 中国茨藻属的分类与进化. 武汉：武汉大学出版社，1～149

简永兴，王徽勤，1991. 湖北省泽泻科，水鳖科，眼子菜科及茨藻科植物花粉形态研究. 武汉植物研究，9(1)：21～28

Barthlott W, 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. Nord J Bot, 1: 345～355

Barthlott W, 1984. Microstructural features of seed surface. In: Heywood V H & Moore M ed. Current Concepts in Plant Taxonomy. London: Academic Press, 85～106

Cronquist A, 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia Univ Press, 1039～1076

Dahlgren R M, Clifford H T, 1982. The Monocotyledons: A Comparative Study. London: Academic Press, 1～290

Haynes R R, 1979. Revision of north and central American *Najas* (Najadaceae). Sida, 8: 34～56.

Lakshmanan K K, 1970. Hydrocharitaceae. Bull Indian Nat Sci Acad, 41: 336～341

Les D H, Garvin D K, Wimpee C F, 1993. Molecular phylogenetic studies of the Alismatidae: A preliminary rbcL. phylogeny of critical taxa. Amer J Bot, 6(suppl): 152

Lowden R M, 1986. Taxonomy of the genus *Najas* L. (Najadaceae) in the neotropics. Aquat Bot, 24: 147～187

Ly Thi Ba, Guignard J L, 1979. Phylogeny of Helobiae and Embryogenic criteria. Phytomorphology, 29(3, 4): 260～266

Miki S, 1937. The origin of *Najas* and *Potamogeton*. Bot Mag(Tokyo), 51: 472～480

Shaffer-Fehre M, 1991a. The endotegmen tuberculae: an account of little-known structures from the seed coat of the Hydrocharitoideae (Hydrocharitaceae) and *Najas* (Najadaceae). Bot J Linn Soc, 107: 169～188

Shaffer-Fehre M, 1991b. The position of *Najas* within the subclass Alismatidae (monocotyledons) in the light of new evidence from seed coat structures in the Hydrocharitoideae(Hydrocharitaceae). Bot J Linn Soc, 107: 189～209

Singh B, 1964, Development and structure of angiosperm seed I. Bull Nat Gard, 89: 1～115

Swamy B G L, Lakshmanan K K, 1962. Contributions to the embryology of Najadaceae. J Indian Bot Soc,

41:146～167

Takhtajan A, 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot Rev, 46(3):225～359

Thorne R F, 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. Evol Biol, 9:35～106

图版说明 Explanation of plates

图版 1 茨藻科植物种子表面扫描电镜照片

1～8. 示外种皮细胞形态及表面纹饰：1, 2. 纤细茨藻，示表皮细胞形态及细条状纹饰；3. 小茨藻，示细胞形态及细条状纹饰；4, 5. 草茨藻，示瘤状颗粒及其变异；6. 弯果茨藻，示瘤状颗粒；7. 大茨藻，示细胞形态及纹饰；8. 东方茨藻，示细胞形态及纹饰的排列方向。9. 示内种皮内面角质层。

图版 2 茨藻科植物内种皮扫描电镜照片

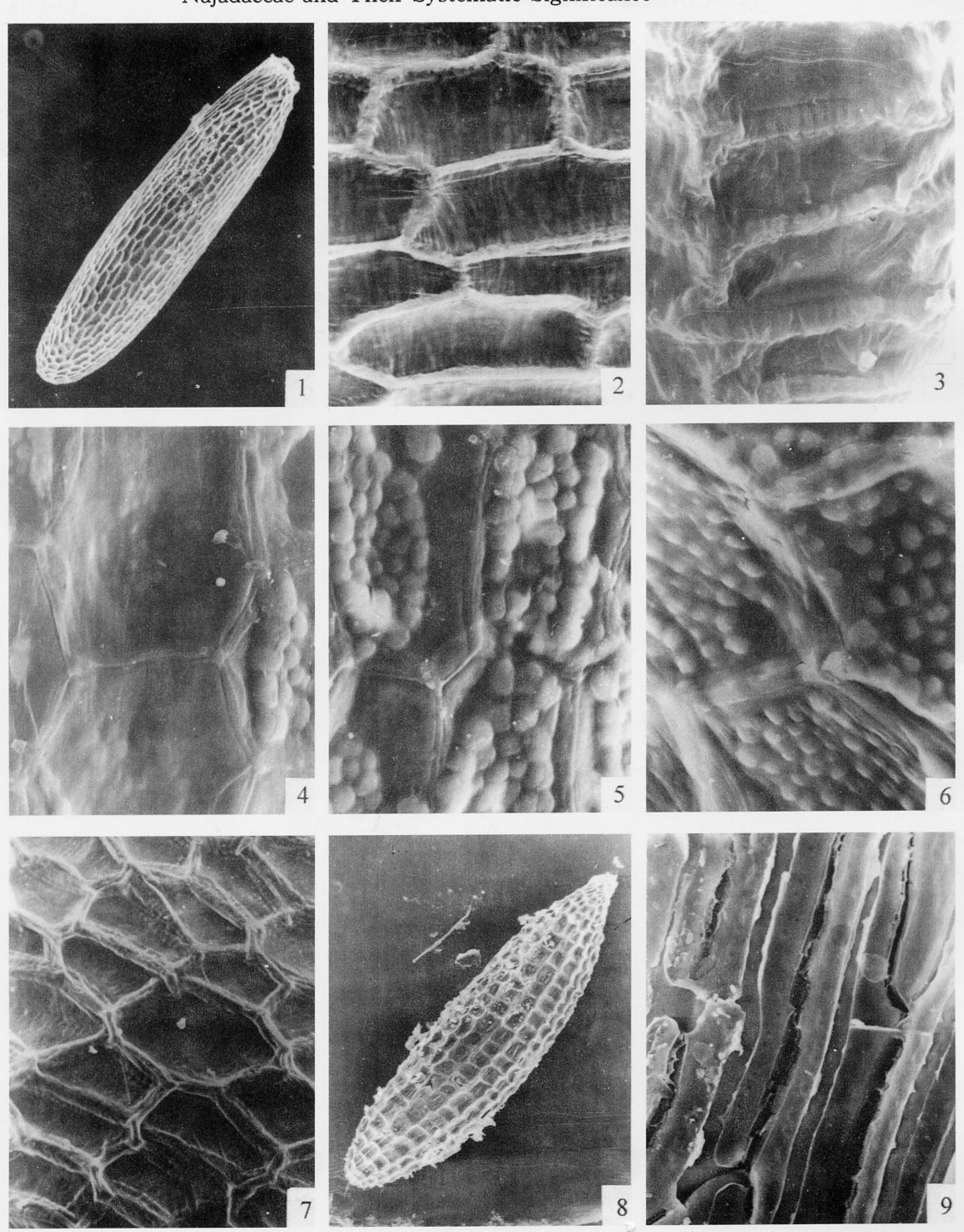
10～15. 示内种皮内层细胞形态及小瘤状突起：10. 草茨藻；11. 纤细茨藻；12, 13. 东方茨藻，示内种皮内层细胞形态和小瘤状突起；14. 小茨藻；15. 弯果茨藻。

Plate 1 Scanning electron micrographs of seed surface in Najadaceae

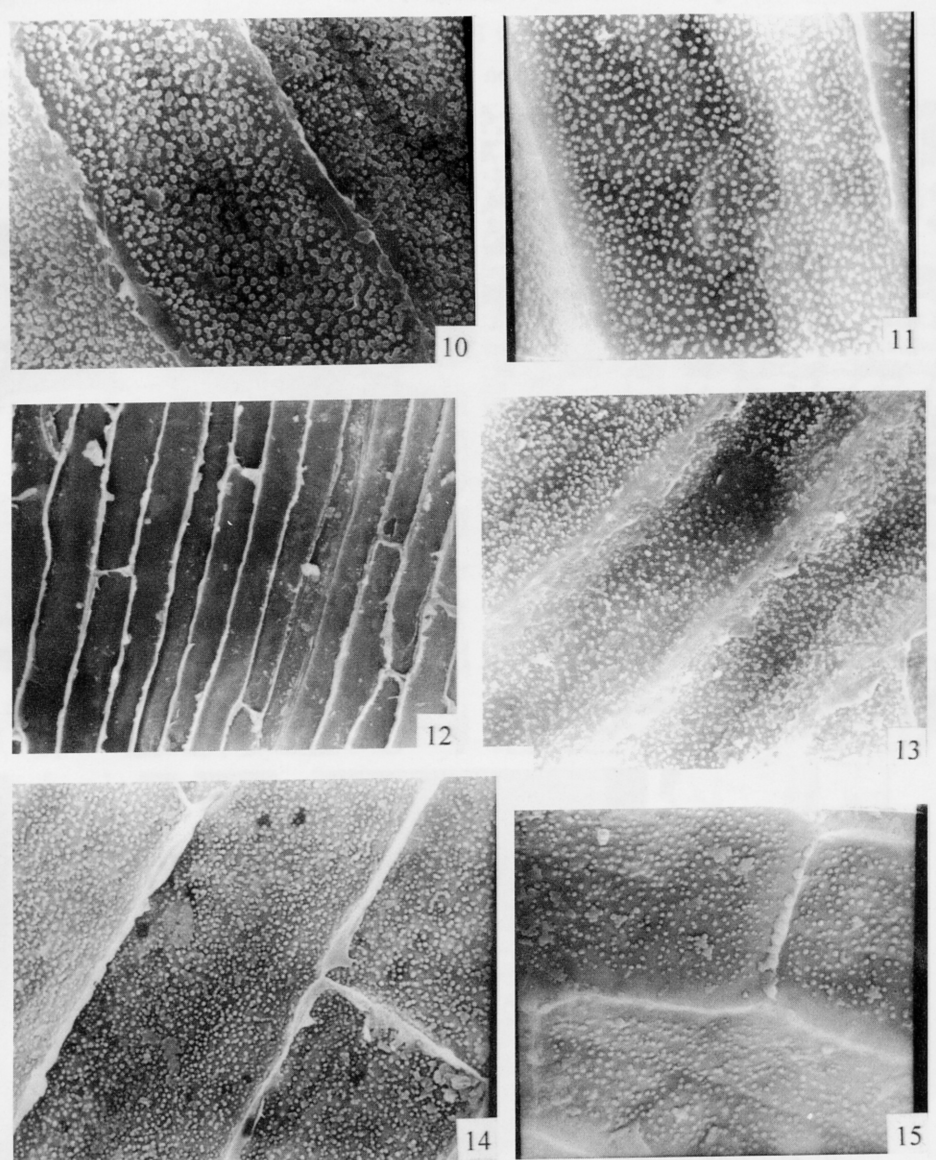
1～8. show cell shape and sculpture of seed surface: 1, 2. *Najas gracillima* (1. ×50; 2. ×500); 3. *N. minor* (×700); 4, 5. *N. graminea* (×1000); 6. *N. ancistrocarpa* (×1000); 7. *N. marina* (×500); 8. *N. orientalis* (×40). 9. *N. orientalis*, show nucellar cuticle on the inner surface of endotegmen.

Plate 2 Scanning electron micrographs of eedotegmen in Najadaceae.

10～15. show cell shape of endotegmen and endotegmen tuberculae: 10. *N. grarminea* (×1300); 11. *N. gracillima* (×1500); 12, 13. *N. orientalis* (12. show cell shape of endotegmen, ×350; 13. ×1300); 14. *N. minor* (×1300); 15. *N. ancistrocarpa* (×1300).



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text